УДК 575.2

И. Г. Емельянов, В. А. Межжерин, О. А. Михалевич

МЕТОДЫ ИНТЕГРАЛЬНОЙ ОЦЕНКИ ОРГАНИЗМОВ

При изучении микроэволюционных процессов наибольший интерес представляют определенные тенденции изменения популяционных параметров, т. е. динамика статистических характеристик. При этом приспособленность популяции к среде обитания оценивается посредством анализа дисперсии особей по какому-либо признаку, имеющему адаптивное значение. Величина дисперсии и характер ее изменений во времени позволяют судить о силе давления естественного отбора и его направленности. В некоторых случаях удается вычленить ведущие признаки, отбор по которым наиболее эффективен. Однако выделение даже небольшого числа ведущих признаков не дает гарантии, что другие признаки не подвержены действию отбора, так как все признаки в организме в той или иной степени скоррелированы. Последнее вызвало необходимость поиска интегральных показателей популяционной изменчивости по комплексу количественных признаков (Kowal, 1971; Perkins, 1974; Van Valen, 1978; Животовский, 1980).

В этом направлении достигнуты определенные успехи с помощью методов многомерного анализа, что позволяет выяснять характер давления отбора на генофонд популяций и специфику его воздействия на отдельные признаки организмов, а также устанавливать степень дивергенции популяций при решении вопросов внутривидовой систематики (Меницкий, 1968; Goodman, 1968; Handford, 1980; Животовский, 1984).

Однако в подобных исследованиях роль каждого конкретного организма не ясна, так как основное внимание уделяется анализу изменчивости по комплексу признаков для популяции в целом. Тем не менее, без всесторонней оценки слагающих популяцию особей никак нельзя обойтись при изучении характера временных изменений структуры популяции. С другой стороны, так как основной единицей отбора является фенотип, а отдельные признаки фенотипа и соответственно генотипа особи могут быть лишь точкой приложения отбора (Яблоков, 1978), для понимания микроэволюционных процессов непременным условием следует считать учет структурно-функциональной организации отдельных особей.

Кроме того, необходимость оценки отдельных организмов по комплексу количественных признаков не ограничивается чисто теоретическими соображениями, а имеет огромное практическое значение. Дальнейшее развитие теории искусственного отбора, играющей ведущую роль в селекционной работе, в настоящее время трудно себе представить без выработки объективных критериев интегральной оценки организмов. Такие критерии послужат научной основой для повышения эффективности селекции, результаты которой, естественно, в значительной мере будут зависеть от качества отбираемого материала. Селекционер не может ждать, пока в исследуемой совокупности организмов проявятся определенные тенденции, его задача состоит в том, чтобы путем направленного отбора и подбора селекционного материала самому задавать эти тенденции.

Одним из важнейших условий успеха селекции является правильная оценка фенотипа организмов и отбор фенотипически лучших особей, при этом отбор, безусловно, необходимо вести по комплексу признаков, так как проведение отбора одностороннего, по очень ограниченному числу признаков, нередко приводит к отрицательным последствиям (Дубинин, Глембоцкий, 1967).

В последние годы было предложено несколько подходов, призванных дать количественную оценку взаимосвязей в отдельном организме и осуществить комплексный его анализ (Межжерин и др., 1975, 1980, 1983; Алтухов и др., 1976; Дубинин и др., 1976; Поляков, Каневская, 1979; Животовский, Алтухов, 1980; Фролов, 1980). В основе этих подходов лежат разные методические приемы и методологические принципы, а поэтому возникает необходимость сопоставить их и в ходе этого сопоставления выявить тот, который наилучшим образом решает поставленную задачу. Это тем более важно, что некоторые подходы уже получили широкое применение в генетико-селекционной работе (Алтухов и др., 1976; Алтухов, Сарсенбаев, 1980; Машуров, 1980; Алтухов, 1983).

В любой системе рассуждений содержится начальное условие, проверка которого позволяет осуществить быструю экспертизу предлагаемого подхода. Если начальное условие выбрано неверно, то вся последующая система рассуждений сама по себе отпадает. Традиционная для биологии система рассуждений, начало которой положил еще Ч. Дарвин, предполагает, что популяция представляет собой совокупность взаимодействующих фенотипов (генотипов), характеризующихся различной степенью приспособленности к условиям внешней среды. При этом, исходя из «принципа оптимального фенотипа» С. С. Шварца (1968), который заключается в автономизации развития организма, идущего по энергетически выгодному пути, следует ожидать, что наибольшее число особей в популяции имеет оптимальный фенотип. Статистическим отражением этого можно считать кривую распределения, в пределах которой модальный класс включает в себя оптимальные значения тех или иных признаков организмов. Модальное значение в пределах кривой распределения является оптимальным для данных конкретных условий. Тогда оптимальный организм можно представить себе в виде системы, в которой каждый элемент (признак) имеет значение, соответствующее модальному для данной популяции.

Приняв такую гипотезу, кажется просто обнаружить и оптимальную особь. Для этого достаточно выявить положение того или иного организма в пределах каждой кривой распределения всего комплекса исследованных признаков. В сущности, по такому пути пошли Ю. П. Алтухов с соавторами (1976), предложившие понятие «адаптивной нормы». Предполагалось, что наиболее приспособленными в конкретных условиях являются особи, фенотипически близкие к модальным значениям по ряду важных признаков. Однако такой путь содержит в себе одну методическую сложность: при анализе достаточно большого комплекса признаков в пределах популяции невозможно найти особь, у которой бы все признаки соответствовали модальным значениям. Иными словами, абсолютно оптимальной особи в популяции не существует, такая особь представляет собой лишь абстракцию. А это означает, что в пределах популяции можно обнаружить только таких особей, которые по ряду признаков имеют оптимальные значения, а по другим — отклоняющиеся от них. Но признаки у организмов неравнозначны, что ставит вполне закономерный вопрос: отклонение от какого из оптимальных значений следует считать более существенным? Ответить на этот вопрос не просто, а потому существует лишь одна возможность — оценка взаимодействий всего комплекса изучаемых признаков. Аддитивные подходы для такой оценки не годятся, так как она может быть получена только путем множественного корреляционного анализа.

Рассмотрение живых организмов в качестве целостных систем предполагает использование новых показателей их интегральной оценки. При одновременном рассмотрении различных количественных признаков возникают трудности, связанные с размерностью. Поэтому необходимо преобразование исходных значений, т. е. нормирование их. В качестве нормирующего делителя может быть использована любая величина, отличная от нуля.

Показатель интегральной оценки организмов определяется следующим образом. Пусть имеется выборка из N особей, для которых исследовались m количественных признаков. Тогда данные можно представить в виде матрицы:

Исходная матрица	**Преобразованная матрица**
$X_{11}, X_{12}, .., X_{1j}, .., X_{1m}$	$X^*_{11}, X^*_{12}, .., X^*_{1j}, .., X^*_{1m}$
$X_{21}, X_{22}, .., X_{2j}, .., X_{2m}$	$X^*_{21}, X^*_{22}, .., X^*_{2j}, .., X^*_{2m}$
. . . .	. . . .
$X_{i1}, X_{i2}, .., X_{ij}, .., X_{im}$	$X^*_{i1}, X^*_{i2}, .., X^*_{ij}, .., X^*_{im}$
. . . .	. . . .
$X_{N1}, X_{N2}, .., X_{Nj}, .., X_{Nm}$	$X^*_{N1}, X^*_{N2}, .., X^*_{Nj}, .., X^*_{Nm}$

Для определения показателей комплексной индивидуальной изменчивости (Межжерин и др., 1975, 1980) необходимо выполнить следующие действия:

1) определить средние арифметические значения всех признаков по столбцам матрицы $M_j = \sum_{i}^{N} X_{ij}/N \ (j=\overline{1, m})$;

2) каждое конкретное значение признака разделить на соответствующее среднее арифметическое $X^*_{ij} = X_{ij}/M_j$, тем самым осуществляется нормировка всех элементов матрицы, т. е. исключается размерность исследуемых признаков *;

3) для каждого организма (по строкам матрицы) рассчитывается среднее арифметическое безразмерных значений $M^*_i = \sum_{j}^{m} X^*_{ij}/m \ (i=\overline{1, N})$;

4) для каждого организма определяется показатель комплексной индивидуальной изменчивости признаков $KCV_i = 100\sigma^*_i/M^*_i$, где σ^*_i — среднее квадратичное отклонение по всем признакам для данного организма $\sigma^*_i = [\sum_{j}^{m}(X^*_{ij} - M^*_i)^2/(m-1)]^{0,5} \ (i=\overline{1, N})$.

Сходный показатель был предложен Ю. П. Фроловым (1980) при сравнительном анализе темпов роста органов позвоночных для оценки диспропорций в онтогенезе. Отличительной особенностью этого показателя является то, что нормировка осуществляется не через среднее арифметическое, а через максимальное значение того или иного признака. В качестве нормирующего делителя также возможно использование минимальных значений признаков. Однако область применимости таких показателей ограничена следующими моментами:

— никогда нет полной уверенности в том, что нормирующий делитель выборки является предельно возможным для генеральной совокупности;

— возрастает вероятность использования в качестве нормирующего делителя ненормального или патологического значения признаков.

Для вычисления показателя «адаптивная норма» (Алтухов и др., 1976) определяется среднее арифметическое значение каждого признака, а затем для каждого организма по всем исследованным признакам находятся нормированные отклонения. Интегральная оценка организмов по комплексу количественных признаков в этом случае проводится по аддитивным значениям нормированных отклонений признаков. Подобный метод использовали Г. Д. Поляков и Н. К. Каневская (1979), которые, для того «чтобы не иметь дела с положительными и отрицательными величинами», к нормированным отклонениям прибавляли 3.

Как было уже отмечено, аддитивные показатели не могут использоваться для интегральной оценки организма, хотя «адаптивная норма» (Алтухов и др., 1976) и производные от нее (Поляков, Каневская, 1979) относятся именно к таким. Однако этим не ограничиваются недостатки этих показателей. Их лучше всего продемонстрировать на конкретном примере. С этой целью взята выборка молодых одновозрастных самцов общественных полевок (*Microtus socialis* Pall.), отловленных в апреле 1973 г. в заповедной степи «Аскания-Нова». Исследовалась масса печени, надпочечника, почки, сердца, селезенки и хрусталика глаза. Масса тела в расчетах не использовалась, так как в дальнейшем служила в качестве независимой переменной при анализе интегральных характеристик.

Как видно из вышеизложенного, расчет «адаптивной нормы» (АН), показателей Г. Д. Полякова и Н. К. Каневской (ПК), Ю. П. Фролова (Фр), комплексной индивидуальной изменчивости (KCV) подобен на этапах нормировки и определения средней арифметической преобразованных значений. Об этом свидетельствуют близкие к 1 коэффициенты корреляции между полученными на этом этапе величинами (рис. 1). Но в то время как для показателей АН и ПК эти величины являются конечными, $M_{Фр}$ и M_{KCV} выступают только в качестве промежуточных при расчете соответствующих показателей.

Имеет смысл проанализировать взаимосвязь полученных величин с массой тела — обобщающей характеристикой большинства весовых количественных морфологических

* Следует отметить, что среднее арифметическое значение признака не всегда является «оптимальным». В этом случае в качестве нормирующего делителя корректнее использовать модальное значение признака, при этом статистическая процедура нормировки не меняется.

и морфо-физиологических признаков (рис. 2). Из рисунка видно, что существует высокодостоверная тесная корреляция между всеми рассмотренными величинами и массой тела. Последнее ставит под сомнение необходимость нахождения показателей «адаптивной нормы» и ПК путем дополнительных математических операций, так как для выявления оптимальных организмов в понимании Ю. П. Алтухова с соавторами (1976)

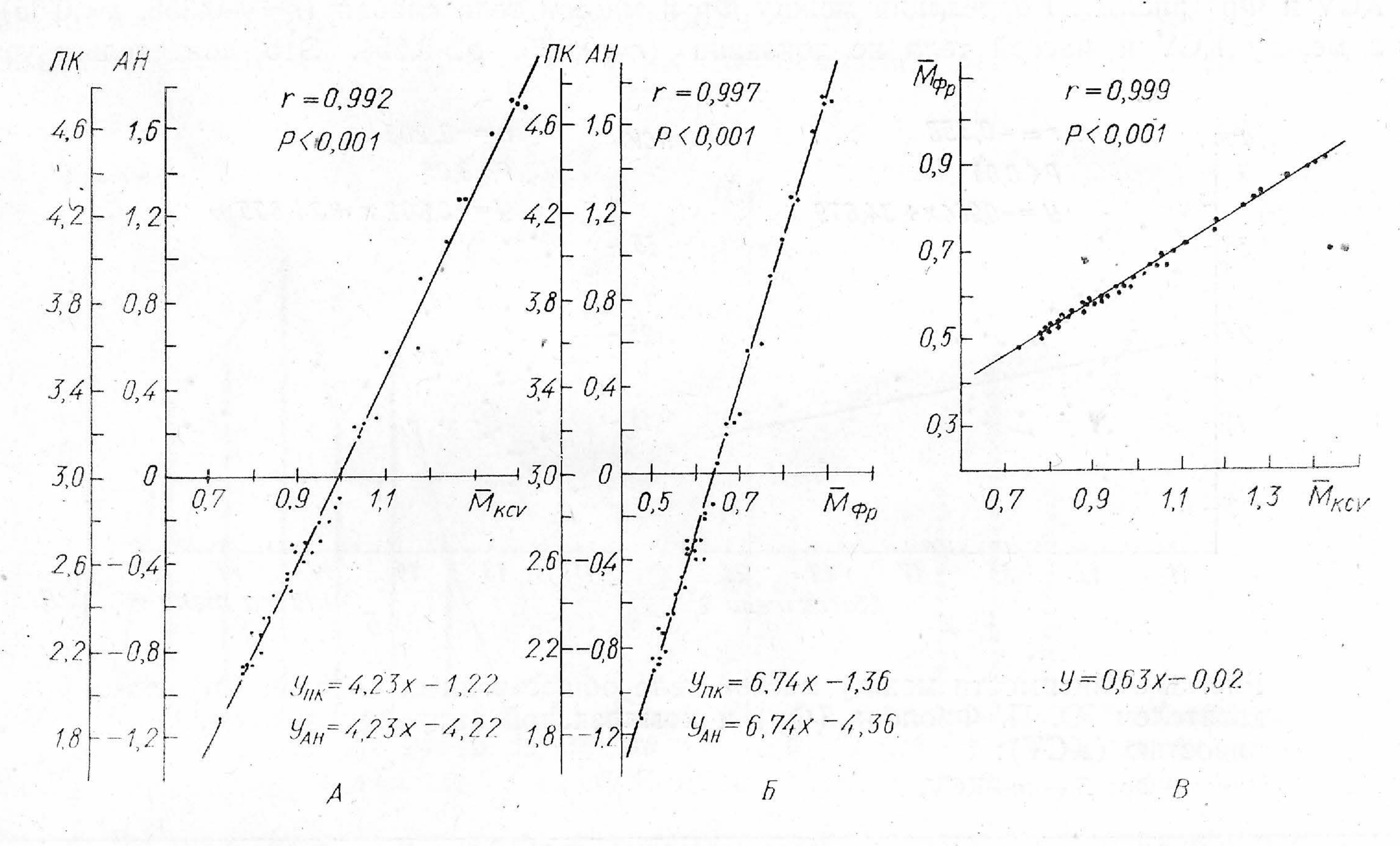


Рис. 1. Зависимости между «адаптивной нормой» (АН), показателем Г. Д. Полякова и Н. К. Каневской (ПК) и средними арифметическими преобразованных значений признаков при расчете показателя Ю. П. Фролова (Фр) и комплексной индивидуальной изменчивости (KCV):

А — $\bar{M}_{KCV}$ — АН и $\bar{M}_{KCV}$ — ПК; *Б* — $\bar{M}_{Фр}$ — АН и $\bar{M}_{Фр}$ — ПК; *В* — $\bar{M}_{KCV}$ — $\bar{M}_{Фр}$.

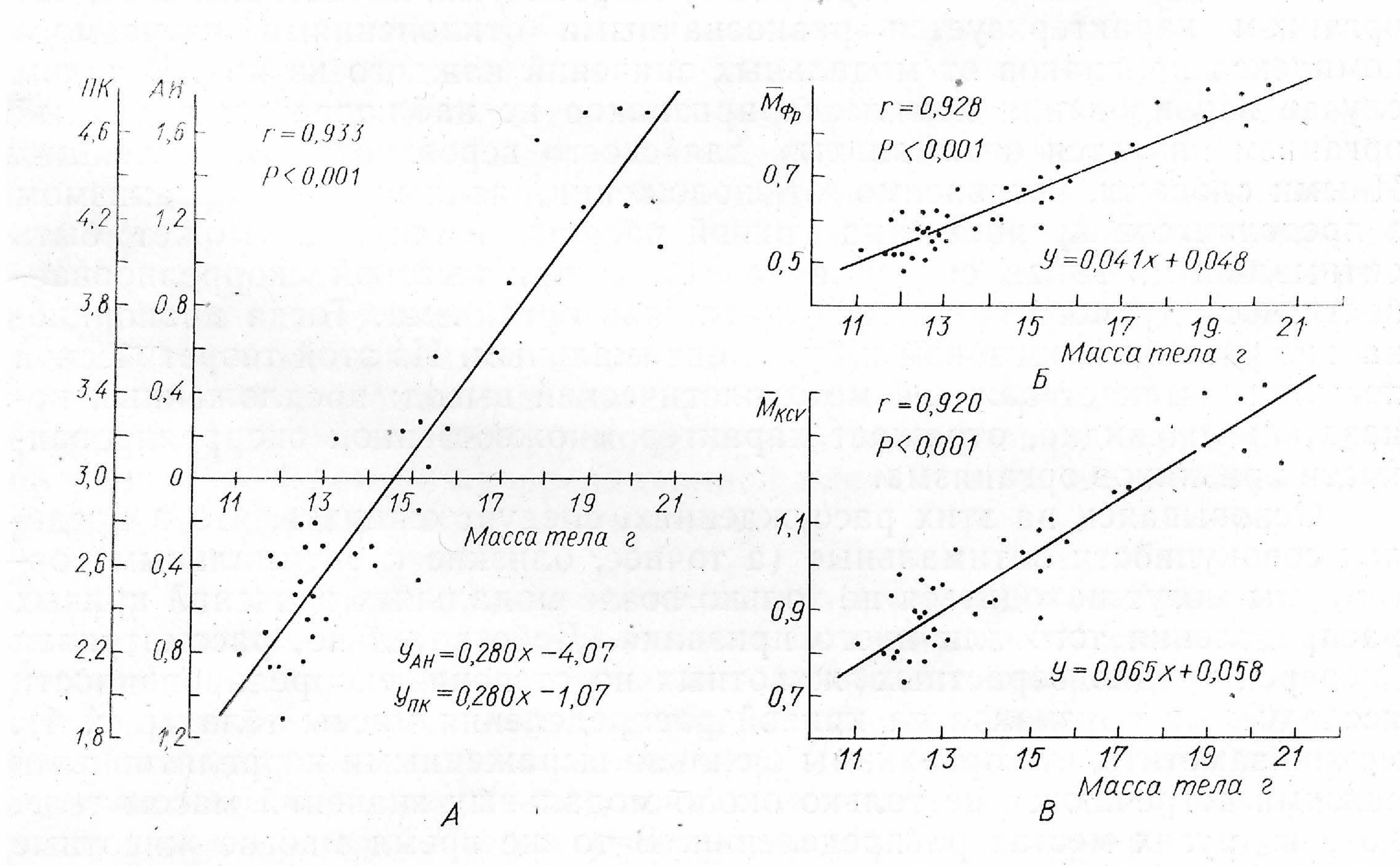


Рис. 2. Зависимости между массой тела общественных полевок (m) и «адаптивной нормой» (АН), показателем Г. Д. Полякова и Н. К. Каневской (ПК), средними арифметическими преобразованных значений признаков при расчете показателя Ю. П. Фролова (Фр) и комплексной индивидуальной изменчивости (KCV):

А — m—АН и m—ПК; *Б* — m—$\bar{M}_{Фр}$; *В* — m—$\bar{M}_{KCV}$.

достаточно было бы использовать массу тела. Что же касается взаимосвязи массы тела с величинами $M_{Фр}$ и M_{KCV}, то в этом случае высокая корреляция не имеет значения, вследствие того что на данном этапе расчетов интегральная оценка организмов не проводится.

Теперь целесообразно рассмотреть зависимости между массой тела и показателями KCV и Фр (рис. 3). Корреляция между Фр и массой тела слабая ($r=-0,358$, $p<0,05$), а между KCV и массой тела не доказана ($r=0,205$, $p>0,05$). Это свидетельствует

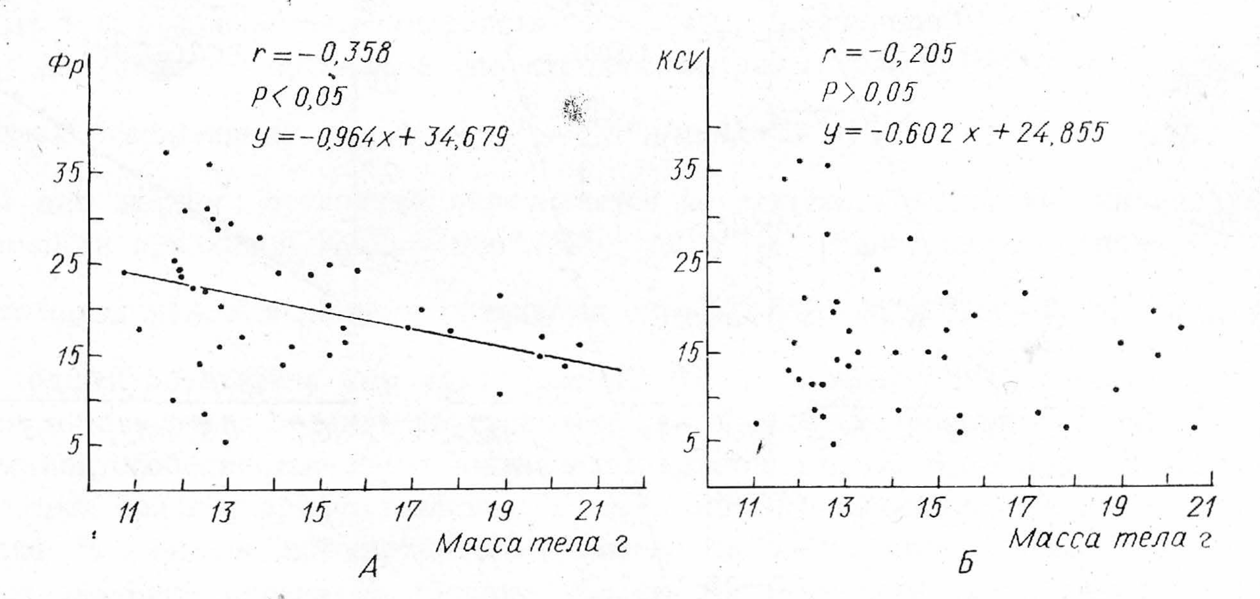


Рис. 3. Зависимости между массой тела общественных полевок (m), показателем Ю. П. Фролова (Фр) и комплексной индивидуальной изменчивостью (KCV):

А — m—Фр; *Б* — m—KCV.

о том, что KCV, по-видимому, характеризует организмы с несколько иной стороны, чем такая обобщающая характеристика, как масса тела. Следовательно, использование этого показателя позволяет получить дополнительную информацию об организме.

Для того чтобы понять суть KCV, теоретически представим себе, что организм характеризуется равнозначными отклонениями изучаемого комплекса признаков от модальных значений каждого из них. В таком случае варьирования комплекса признаков не наблюдается, и данный организм является оптимальным для своего вероятностного состояния. Иными словами, независимо от положения, занимаемого организмом в пределах совокупности (на кривой распределения), он может быть оптимальным. Такая ситуация возможна при высокой скоррелированности исследуемого комплекса признаков организма. Тогда пропорционально развитый организм и будет оптимальным. Из этой теоретической посылки вытекает важный методологический вывод: предложенный показатель, очевидно, отражает характер множественной скоррелированности признаков организма.

Основываясь на этих рассуждениях, следует ожидать, что в пределах совокупности оптимальные (а точнее, близкие к оптимальным) организмы могут находиться не только возле модальных значений кривых распределения того или иного признака. Действительно, рассматривая дисперсию одновозрастных животных по степени скоррелированности исследуемых признаков на кривой распределения массы тела (рис. 4), можно заметить, что организмы с сильно выраженными коррелятивными связями встречаются не только около модальных значений массы тела, но и в других местах распределения. В то же время многие животные с ослабленными коррелятивными связями имеют оптимальную массу тела. Все это подтверждает правильность наших теоретических суждений.

Так как расчет KCV аналогичен вычислению коэффициента вариации CV, предложенный показатель первоначально был назван «комплексной индивидуальной изменчивостью» (Межжерин и др., 1975), од-

нако теперь стало ясно, что он отражает характер множественной скоррелированности признаков отдельных организмов, поэтому для него предлагается и второе название — «индивидуальный корреляционный показатель» (ICI — individual correlation index), которое, по всей видимости, более точно отражает его содержание. Ввиду того что ICI указывает на степень скоррелированности комплекса количественных признаков организма независимо от их абсолютных значений, он позволяет

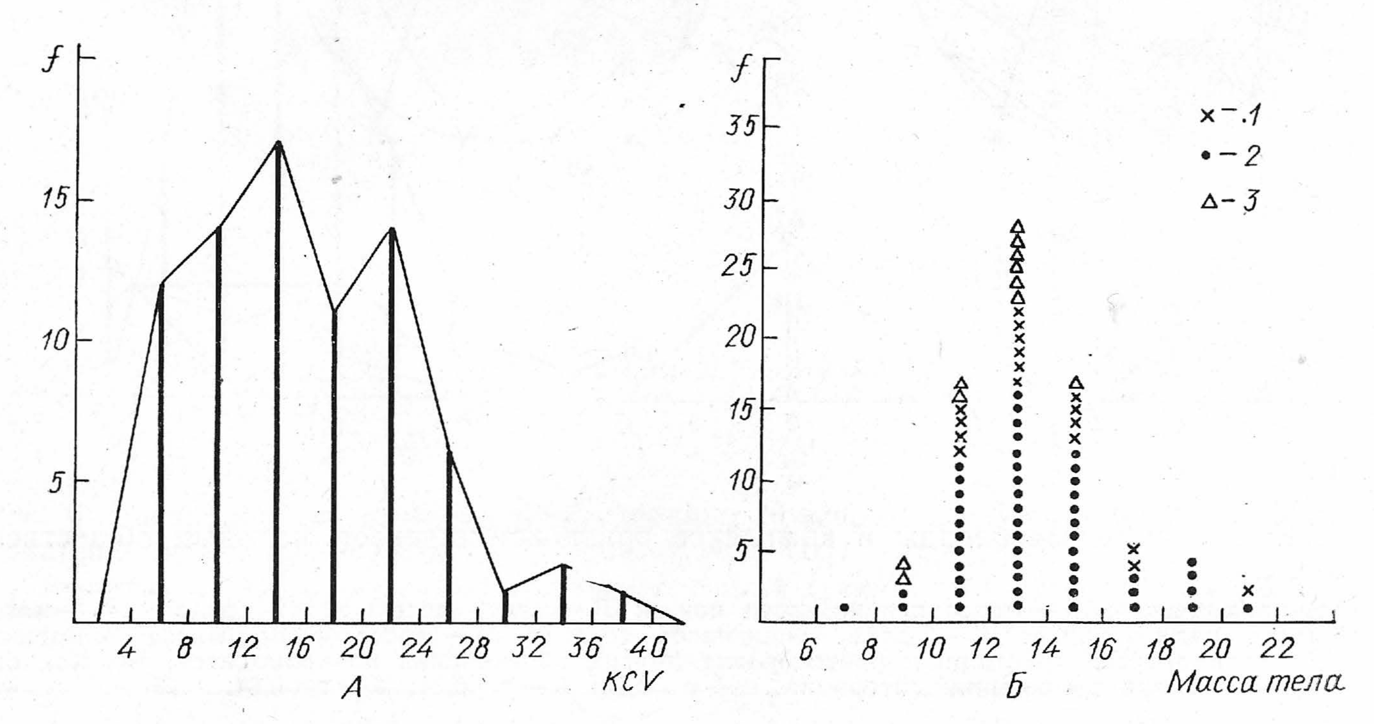


Рис. 4. Распределение молодых общественных полевок по комплексной индивидуальной изменчивости (*А*) и массе тела (*Б*):

1 — животные с сильно выраженными коррелятивными связями (KCV<9,2); *2* — животные со значениями 9,2>KCV<23,1; *3* — животные со слабо выраженными коррелятивными связями (KCV>>23,1). Примечание. Учитывая близость распределения по KCV к логнормальному, расчет $\overline{\text{KCV}}$ и статистических характеристик проводился в логарифмической шкале. Организмы, имеющие значения меньше или больше $\overline{\text{KCV}}\pm\sigma_{\text{KCV}}$, классифицировались соответственно как сильно скоррелированные или раскоррелированные по комплексу исследуемых признаков.

исключить влияние изменений, связанных с ростом. Следовательно, этот показатель является динамической характеристикой *.

Заслуживает специального рассмотрения вопрос о подборе признаков, используемых для интегральной оценки структурно-функциональной организации особей. Основываясь на том, что характер связей между признаками является столь же важной характеристикой, как и сами характеристики отдельных признаков, Л. А. Животовский (1984) считает, что важно изучать комплексы коррелирующих признаков. С другой стороны (Терентьев, 1959), рекомендуется использовать для этой цели по одному признаку из корреляционной плеяды, т. е. те признаки, корреляция между которыми минимальна.

Как уже указывалось, для демонстрации всех приведенных рассуждений использовался комплекс достаточно тесно скоррелированных признаков общественных полевок (таблица). С целью проверки, насколько совпадает общая картина дисперсии исследуемой совокупности животных по комплексу малокоррелированных признаков, были рассчитаны все возможные индексы между ними (всего 15 индексов). Затем по методу корреляционных плеяд (рис. 5) было отобрано 6 признаков-индексов (таблица), входящих в разные плеяды, и по ним проведена повторная интегральная оценка тех же особей. Результаты расчетов представлены на рис. 6. Как видно из рисунка, общая картина дисперсии животных по степени скоррелированности комплекса признаков-

* Необходимо заметить, что ICI не учитывает некоторой раскоррелированности признаков, возникающей вследствие различного характера их гетерономного роста в ходе онтогенеза организма.

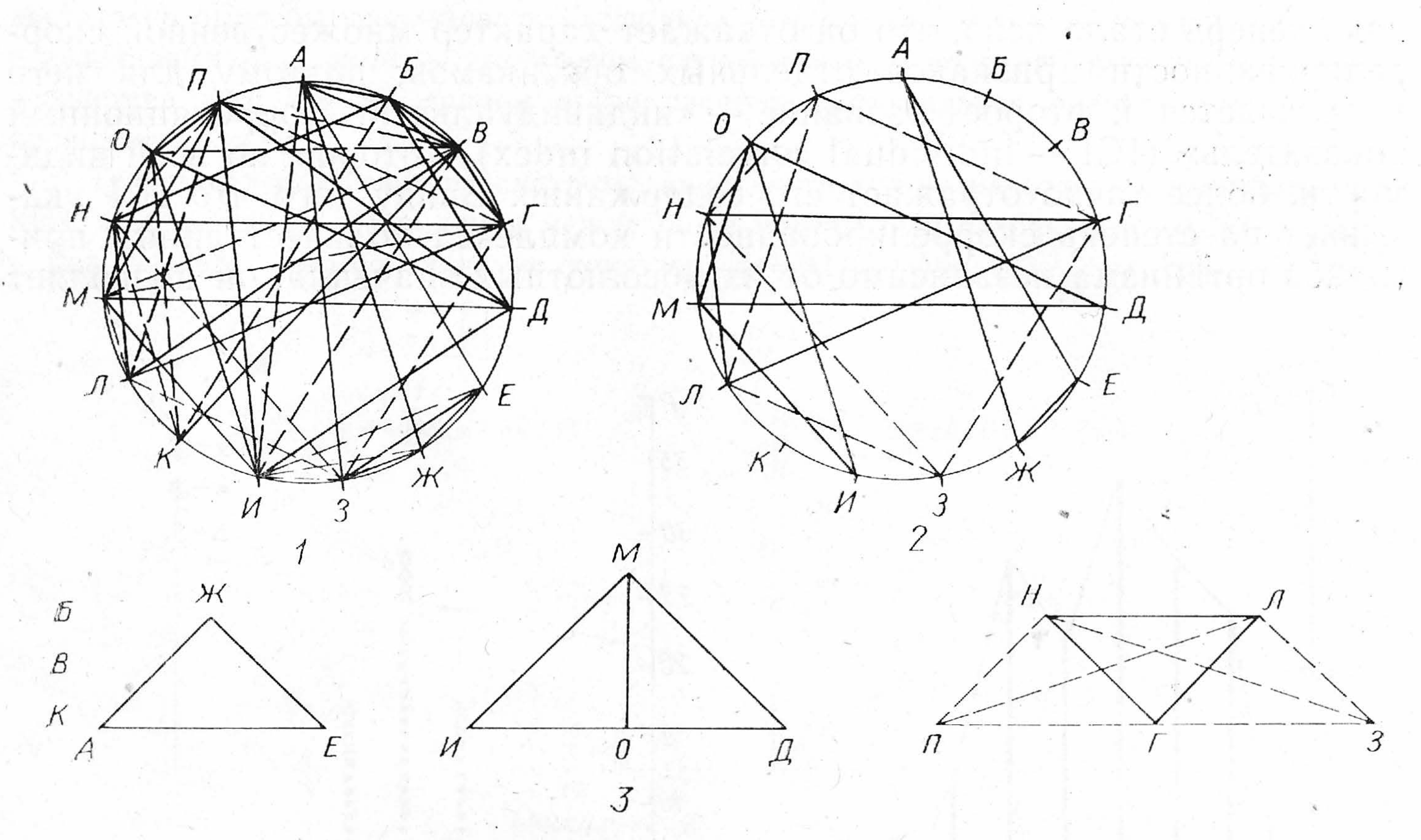


Рис. 5. Корреляционные плеяды в комплексе признаков-индексов молодых общественных полевок:

обозначения индексов: *Б* — масса печени/масса почки; *В* — масса печени/масса сердца; *Ж* — масса сердца/масса надпочечника; *К* — масса почки/масса сердца; *Н* — масса сердца/масса селезенки; *О* — масса сердца/масса хрусталика; расшифровка других обозначений не приводится, так как они не используются при изложении материала. *1* — $r \geqslant 0{,}23$; *2* — $r \geqslant 0{,}34$; *3* — $r \geqslant 0{,}64$.

Интересно отметить, что результаты анализа исследуемой совокупности грызунов по комплексу 6 малокоррелированных признаков-индексов в достаточной мере соответствуют результатам факторного анализа комплекса из 15 исходных признаков-индексов. Как видно из рис. 7, особи, характеризующиеся сильной скоррелированностью исследуемых в данном случае признаков, располагаются вблизи начала системы координат, образованной первой, второй, третьей и четвертой главными компонентами, на долю индексов на кривой распределения массы тела имеет большое сходство с дисперсией полевок при анализе интегральной оценки по комплексу скоррелированных признаков (рис. 4).

Корреляция между признаками в исследуемых комплексах

Признаки	1	2	3	4	5	6
1		0,57 ***	0,12	—0,34 **	0,25 *	0,05
2	0,56 ***		—0,13	0,35 **	0,14	—0,37 ***
3	0,83 ***	0,62 ***		—0,18	—0,12	0,13
4	0,87 ***	0,65 ***	0,85 ***		—0,25 *	—0,31 **
5	0,50 ***	0,31 **	0,60 ***	0,56 ***		—0,08
6	0,58 ***	0,34 **	0,53 ***	0,43 ***	0,23 *	

Примечание. Внизу под диагональю расположены коэффициенты корреляции между абсолютными значениями признаков, вверху — между индексами. *1* — масса печени, индекс (масса печени/масса почки); *2* — масса надпочечника, индекс (масса печени/масса сердца); *3* — масса почки, индекс (масса сердца/масса надпочечника); *4* — масса сердца, индекс (масса почки/масса сердца); *5* — масса селезенки, индекс (масса сердца/масса селезенки); *6* — масса хрусталика, индекс (масса сердца/масса хрусталика). Достоверность коэффициентов корреляции: * — $p<0{,}05$, ** — $p<0{,}01$, *** — $p<0{,}001$.

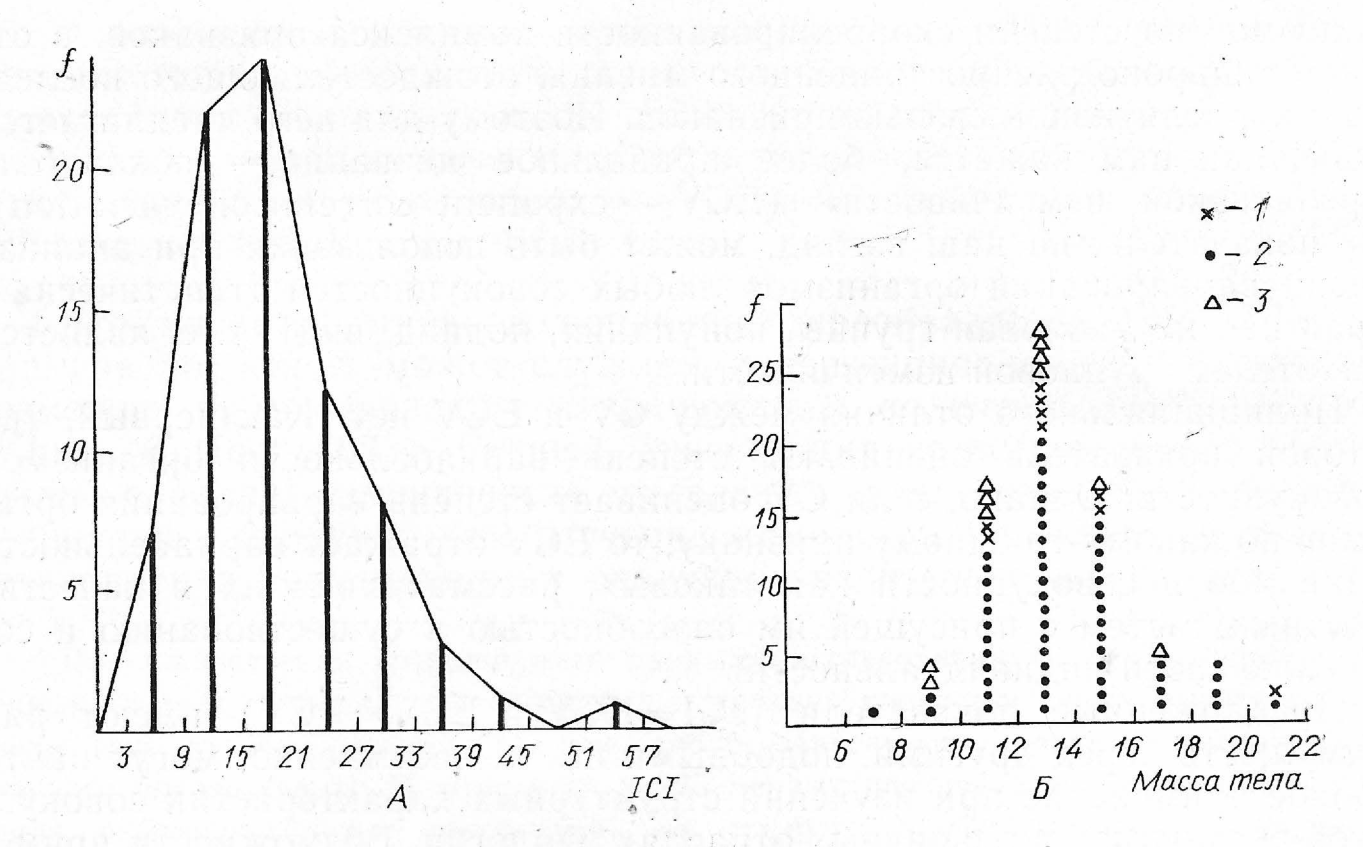


Рис. 6. Распределение молодых общественных полевок по ICI комплекса малоскоррелированных признаков-индексов (А) и массе тела (Б):

1 — животные с сильно выраженными коррелятивными связями (ICI<10,3); *2* — животные со значениями 10,3>ICI<27,4; *3* — животные со слабо выраженными коррелятивными связями (ICI>>27,4). Смотри примечание к рис. 4.

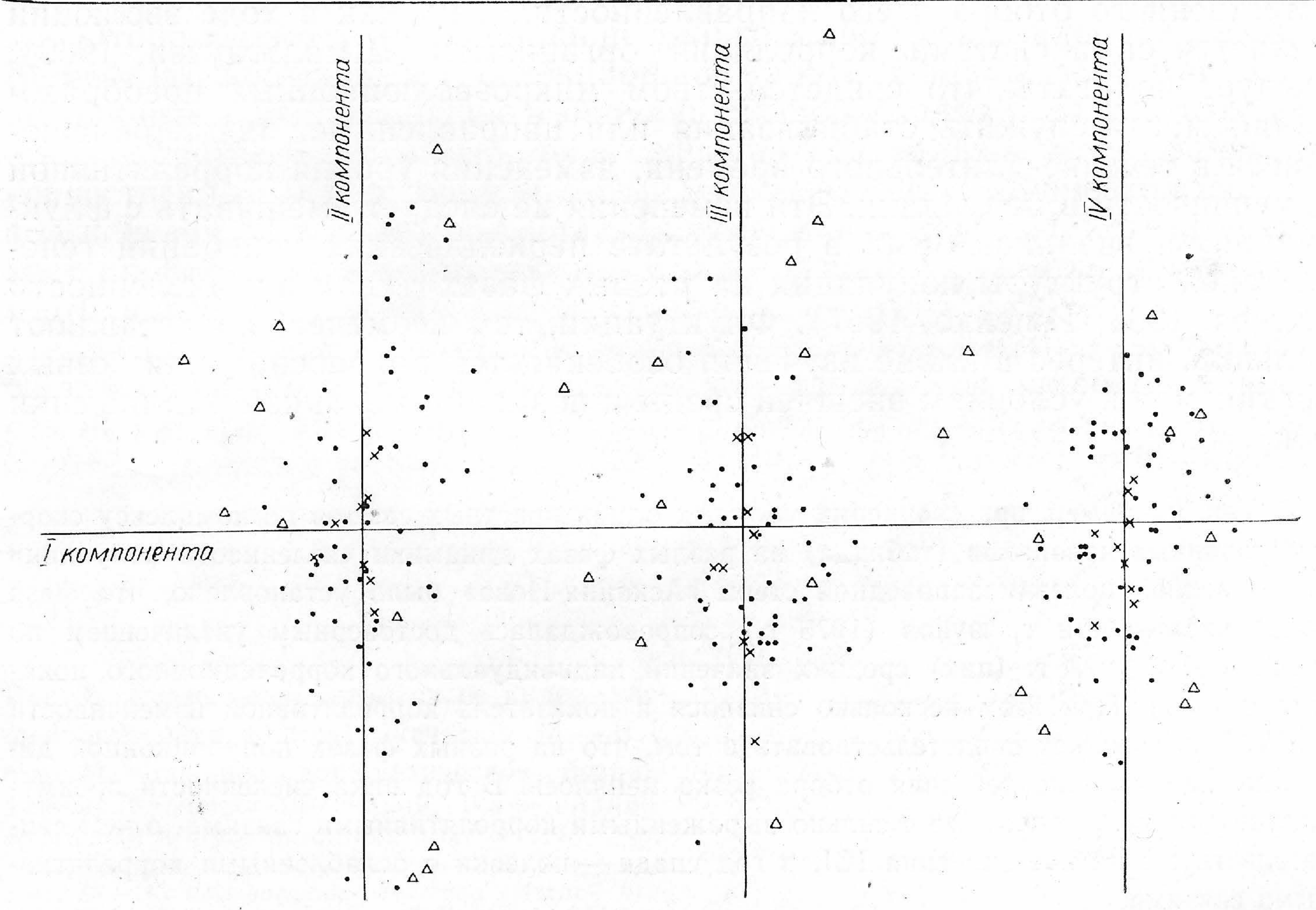


Рис. 7. Распределение молодых общественных полевок с разными значениями индивидуальных корреляционных показателей в поле главных компонент (обозначения см. рис. 6).

которых приходится соответственно 38,2, 29,8, 20,4 и 11,6 % изменчивости этих признаков в выборке. В то же время «раскоррелированные» особи встречаются в основном по периферии пространства рассматриваемых главных компонент.

Для анализа изменчивости организмов в совокупности по комплексу признаков был предложен показатель «популяционной изменчивости» — PCV (Межжерин и др., 1975). Он является показателем изменчивости

организмов по степени скоррелированности комплекса признаков, в отличие от широко распространенного мнения, отождествляющего последнюю с коррелятивной связью признаков. Поэтому для него предлагается второе, как нам кажется, более правильное название — «показатель коррелятивной изменчивости» (ECV — exponent correlation variation). Этот показатель, на наш взгляд, может быть использован при анализе степени варьирования организмов любых совокупностей (генетическая, возрастная или половая группы, популяция, подвид, вид), т. е. является показателем групповой изменчивости.

Принципиального отличия между CV и ECV нет. Как первый, так и второй показатель оценивают степень вариабельности организмов в совокупности. Однако, если CV оценивает степень варьирования организмов по какому-то одному признаку, то ECV отражает вариабельность организмов в совокупности как таковых, рассматривая их в качестве целостных систем с присущей им способностью к существованию и сохранению своей индивидуальности.

Предложенные показатели (ICI=KCV и ECV=PCV) имеют ряд преимуществ перед другими, подобными им, и, несомненно, могут найти широкое применение при изучении структурных характеристик совокупностей организмов в различных отраслях биологии. Возможности применения этих показателей продемонстрируем на некоторых примерах.

Как было отмечено ранее, при изучении микроэволюционных процессов особое внимание необходимо уделять характеру изменений популяционных параметров во времени, что позволяет судить о силе давления естественного отбора и его направленности. Так как в ходе эволюции меняется сама система корреляций организмов (Шмальгаузен, 1969), следует полагать, что свидетельством микроэволюционных преобразований могут служить стабилизация или направленные, поддерживающиеся в течение длительного времени, изменения уровня коррелятивной изменчивости в популяции. Эти изменения не следует смешивать с флуктуациями, возникающими в результате периодических колебаний генетической структуры популяции на разных фазах динамики численности (Krebs, 1964; Ищенко, 1967). Флуктуации, тем не менее, представляют больший интерес в плане изучения особенностей приспособления живых организмов к условиям внешней среды и познания механизмов динамики популяций.

Так, например, при сравнении молодых одновозрастных самцов по комплексу скоррелированных признаков (таблица) на разных фазах динамики численности популяции общественной полевки заповедной степи «Аскания-Нова» было установлено, что фаза спада численности грызунов (1975 г.) сопровождалась достоверным увеличением по сравнению с 1973 г. (пик) средних значений индивидуального корреляционного показателя (ICI). При этом несколько снизился и показатель коррелятивной изменчивости (ECV)*. Это может свидетельствовать о том, что на разных фазах популяционной динамики направление действия отбора резко менялось. В год пика численности преимущество получали животные с сильно выраженными коррелятивными связями, о чем свидетельствуют низкие значения ICI, в год спада — полевки с ослабленными коррелятивными связями.

Такой характер изменения направления отбора можно связать с наблюдавшимся значительным снижением фитомассы заповедной степи и, естественно, ухудшением обеспеченности животных кормом. В этих условиях наиболее приспособленными оказываются особи, которые могут в кратчайшее время изменить уровень обмена веществ, т. е. осуществить физиологическую перестройку организма. Совершить такую перестройку проще всего животным с ослабленными коррелятивными связями (Емельянов, 1976).

* С целью исключения влияния сезонных отличий в характере коррелятивных связей у полевок, что обсуждалось нами ранее (Емельянов, 1976), сравнивались грызуны, отловленные в весенний период.

В дальнейшем на фазе роста численности популяции (1977 г.) наблюдалось значительное (в 1,5 раза) повышение вариабельности ICI. Такое резкое увеличение показателя коррелятивной изменчивости (ECV) при практически неизменном по сравнению с 1975 г. средним значением ICI позволяет сделать вывод об ослаблении давления естественного отбора и увеличении полиморфизма коррелятивных связей животных (Шмальгаузен, 1940; Ищенко, 1966).

Что касается микроэволюционных преобразований, то в качестве примера последних может служить дивергенция популяций, которая, возможно, прямо связана с изменчивостью количественных признаков (Kluge, Kerfoot, 1973). Степень дивергенции не всегда можно выявить путем анализа изменчивости отдельных количественных признаков в популяциях, однако при изучении комплекса признаков вероятность установления популяционных различий значительно возрастает.

Для иллюстрации воспользуемся данными исследований Л. М. Залозной, проведенных на трех видах клещей фитосейид и любезно предоставленных в наше распоряжение (рис. 8). Как видно из рисунка, анализ зависимости индивидуального корреляционного показателя (ICI) комплекса из 25 мерных признаков (размеры щитов и щетинок, расстояние между щетинками) от среднего арифметического безразмерных значений животных позволил выявить у одного из исследованных видов две формы, отличающиеся и по некоторым мерным признакам. Не обсуждая таксономического статуса этих форм, отметим только высокую чувствительность ICI, с помощью которого удалось обнаружить дивергирующие группы клещей.

Отбор играет ведущую роль не только в процессах видообразования. Велико его значение и в селекционной работе. Однако, если микроэволюционные преобразования в популяциях происходят в результате действия естественного отбора, то в селекции центральное место занимает искусственный отбор, причем отбор методический с заранее рассчитанной целевой установкой (Дубинин, Глембоцкий, 1967). При этом возникает проблема выбора признаков для интегральной оценки организмов и отбор фенотипически лучших особей.

Здесь следует подчеркнуть, что в селекционной работе качественный состав анализируемого комплекса признаков должен зависеть от фазы самой работы. На начальных этапах, когда ставится задача отобрать особей, имеющих уклоняющиеся (рекордные) показатели, внимание ис-

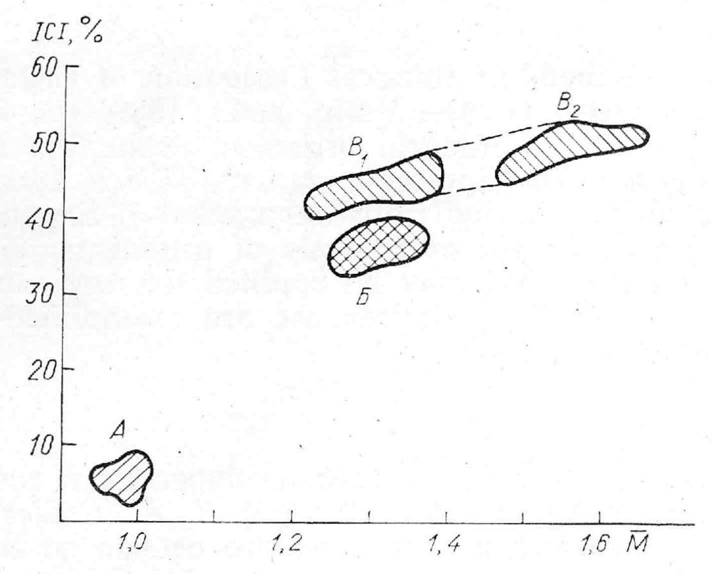


Рис. 8. Размещение различных видов клещей-фитосейид в поле значений $\overline{M}$ — ICI, где $\overline{M}$ — среднее арифметическое безразмерных значений признаков, ICI — индивидуальный корреляционный показатель:
А — *Pamiroseius insuetus*; Б — *Ambliseius finlandicus*; В$_1$ — *Kampimodromus aberrans* (forma *brevichaetus*); В$_2$ — *K. a.* (forma *longichaetus*). Примечание. В качестве стандартного вида был выбран *P. insuetus* (нормировка каждого признака разных видов производилась по средним арифметическим значениям стандартного вида).

следователя должны прежде всего привлекать «раскоррелированные» особи, являющиеся наиболее ценным селекционным материалом для дальнейшей работы, при этом предпочтение следует отдавать исследованию комплекса некоррелированных или малоскоррелированных признаков. В первую очередь должны отбираться особи с высокими значениями индивидуального корреляционного показателя (ICI), раскоррелированность которых обусловлена максимальными значениями хозяй-

ственно важных (или тесно скоррелированных с ними) признаков. Таким образом, предлагаемый путь анализа предполагает возврат к рассмотрению единичных признаков отдельных особей после проведенной оценки исследуемой совокупности организмов по комплексу признаков.

После отбора селекционного материала с желательными признаками необходимо закрепление их в потомстве. В этом случае речь идет о создании чистых линий, в которых оценку особей следует проводить по комплексу скоррелированных признаков. Выбраковке на этом этапе должны подвергаться организмы, сильно уклоняющиеся от модального класса распределения по индивидуальному корреляционному показателю (ICI), хотя в некоторых случаях они могут иметь достаточно высокие значения отдельных хозяйственно важных признаков. Последнее связано с принципами «оптимизирующей селекции», имеющей важное значение для сохранения ценных свойств популяций, стабилизации их генетической структуры и повышения устойчивости к разнообразным флуктуациям как внешней, так и внутренней среды (Алтухов, 1983).

Развиваемые нами принципы селекции согласуются с высказываемыми в последнее время положениями о необходимости оптимального сочетания направленного и нормализующего (модального) отбора в селекционной работе (Животовский, 1984).

Особо следует остановиться на вопросе анализа исходной совокупности для селекции. По нашему мнению, наибольшие перспективы для селекционной работы представляют те совокупности организмов, показатель коррелятивной изменчивости (ECV) которых имеет самые высокие значения. В этом случае генетическая гетерогенность этих совокупностей достаточно большая, что обусловливает возможность отбора селекционного материала для дальнейшей работы, направленной на создание чистых линий с высокими хозяйственно важными показателями. В тех случаях, когда ECV исходных совокупностей низок, т. е. имеет место их генетическая гомогенность, а хозяйственно важные показатели нас не удовлетворяют, вопрос о проведении селекционной работы может ставиться только с учетом возможности привлечения необходимого материала со стороны.

Что касается совокупностей, характеризующихся высокими значениями хозяйственно важных признаков (в большинстве случаев они представлены чистыми линиями), то здесь селекционная работа заключается в стабилизации низких значений ECV.

Methods of Integral Evaluation of Organisms. Yemelyanov I. G., Mezhzherin V. A., Mikhalevich O. A.— Vestn. zool., 1986, No. 3.— The use of "individual correlation indice" (ICI) for integral organism evaluation after a complex of qualitative characters is proposed. This indice is shown to be a dynamic nature and reflects degree of multiple correlation in individual characters. "Exponent correlative variability" (ECV) is proposed as an aid of analysis of organisms diversity under degree of complex characters correlation, that may be appllied for any sample study. Practical possibilities and peculiarities of these indices use are examplified in the fields of population biology, systematics and husbandry.

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях.— М. : Наука, 1983.— 279 с.

Алтухов Ю. П., Животовский Л. А., Садыков С. С., Калабушкин Б. А. Эффекты модального и направленного отбора по совокупности признаков у хлопчатника Gossipium hirsutum L. // Докл. АН СССР.— 1976.— 227, № 1.— С. 212—215.

Алтухов Ю. П., Сарсенбаев Н. А. Корреляция между типом рисунка смушка и конституциональными особенностями у каракульских ягнят // Там же.— 1980.— 253, № 6.— С. 1469—1473.

Дубинин Н. П., Алтухов Ю. П., Курбатова О. Л., Сусков И. И. Интегральная генетическая характеристика «адаптивной нормы» в популяциях человека // Там же.— 1976.— 230, № 4.— С. 957—960.

Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция.— М. : Наука, 1967.— 591 с.

Емельянов И. Г. Изучение относительного роста некоторых внутренних органов об-

щественных полевок популяции целинной степи Аскания-Нова // Вестн. зоологии.— 1976.— № 3.— С. 14—19.
Животовский Л. А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков // Журн. общ. биологии.— 1980.— **41**, № 2.— С. 177—191.
Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях.— М. : Наука, 1984.— 183 с.
Животовский Л. А., Алтухов Ю. П. Метод выделения морфологически «средних» и «крайних» фенотипов по совокупности количественных признаков // Докл. АН СССР.— 1980.— **251**, № 2.— С. 473—476.
Ищенко В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость сибирского углозуба // Тр. совещ. по внутривидовой изменчивости и микроэволюции.— Свердловск, 1966.— С. 357— —360.
Ищенко В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость аллометрических показателей у водяной полевки // Экологические основы адаптации животных.— М., 1967.— С. 91— 97.— (Тр. МОИП. Отд-ние биол.; Т. 25).
Машуров А. М. Генетические маркеры в селекции животных.— М. : Наука, 1980.— 318 с.
Межжерин В. А., Гречина А. С., Важенина И. И. Вещественно-энергетический поток и эволюционный процесс // Изв. АН СССР. Сер. биол.— 1983.— № 6.— С. 851—862.
Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевич О. А. О коэффициенте вариации, измеряющем популяционную изменчивость по многим признакам // Количественные методы в экологии животных.— Л. : ЗИН АН СССР, 1980.— С. 89—90.
Межжерин В. А., Кальниш В. В., Ищенко А. И. Единство фенотипических проявлений в генетически различных группах живых организмов // Докл. АН СССР.— 1975.— **225**, № 1.— С. 205—206.
Меницкий Ю. Л. Применение канонического и дискриминантного анализа в ботанике // Журн. общ. биологии.— 1968.— **29**, № 3.— С. 272—296.
Поляков Г. Д., Каневская Н. К. Методы изучения и некоторые закономерности внутривидовой изменчивости морфологических признаков рыб на примере судака // Изменчивость рыб пресноводных экосистем.— М. : Наука, 1979.— С. 195—214.
Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. Ленингр. ун-та.— 1959.— **9**, вып. 2.— С. 137—144.
Фролов Ю. П. Гетерогонический рост органов и продолжительность жизни // Искусственное увеличение видовой продолжительности жизни: Тез. докл. 2-го симпоз., Москва, 8—10 дек. 1980.— М., 1980.— С. 15—16.
Шварц С. С. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора) // Журн. общ. биологии.— 1968.— **29**, № 1.— С. 12—24.
Шмальгаузен И. И. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции // Там же.— 1940.— **1**, № 4.— С. 509—528.
Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма.— Л. : Наука, 1969.— 493 с.
Яблоков А. В. Предисловие // Левонтин Р. Генетические основы эволюции.— М. : Мир, 1978.— С. 5—10.
Goodman M. M. A measure of overall variability in populations // Biometrics.— 1968.— **24**, N 1.— P. 189—192.
Handford P. Heterozygosity at enzyme loci and morphological variation // Nature.— 1980.— **286**, N 5770.— P. 261—262.
Kluge A. G., Kerfoot W. Ch. The predictability and regularity of character divergence // Amer. Natur.— 1973.— **107**, N 955.— P. 426—442.
Kowal R. R. Disadvantages of the generalized variance as a measure of variability // Biometrics.— 1971.— **27**, N 1.— P. 213—216.
Krebs Ch. J. Cyclic variation in skull-body regression of lemmings // Can. J. Zool.— 1964.— **42**, N 4.— P. 631—643.
Perkins J. M. Orthogonal and principal components analysis of genotype-environmental interactions for multiple metrical traits // Heredity.— 1974.— **32**, N 2.— P. 189—210.
Van Valen L. The statistics of variation // Evolutionary Theory.— 1978.— **4**, Sept.— P. 33—43.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР,
Киевский университет им. Т. Г. Шевченко

Получено 03.06.83